

PROMĚNY PŘÍSTUPŮ STUDIA NEANDERTÁLCŮ

– S PŘÍKLADEM VÝZKUMŮ V PORTUGALSKU

Petr Tuuma ** – Jiří Šneberger* – Roman Hošek* – Johnathan Haws** – Michael Benedetti †† –
Lukáš Friedl ‡‡

* *Katedra antropologie, Fakulta filozofická, Západočeská univerzita v Plzni*

† *Katedra antropologie a genetiky člověka, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze*

** *Department of Anthropology, University of Louisville, Louisville, Kentucky, USA*

†† *Department of Geography and Geology, University of North Carolina Wilmington, Wilmington, North Carolina, USA*

‡‡ *Department of Anthropology, Tulane University, New Orleans, Louisiana, USA*
petr.tuuma@gmail.com, lukas.friedl@gmail.com

Changes in approach of Neanderthal study – Research in Lapa do Picareiro, Portugal

Abstract—Neanderthal skeletal remains are the first described and longest-studied modern human ancestors. The history of research on Neanderthals dates back to the discovery of the first specimen in the Feldhofer cave in 1856. Initially, the debate focused on the taxonomic position of the Neanderthals and their exact anatomical relationship with modern humans. Later research concentrated on many other issues including partial aspects of life, biological and cultural adaptation to glacial conditions in Europe, issues of diet and health, or issues such as paleobiology of Neanderthals (reproductive behavior, ontogeny, mortality). Another important direction is the question of Neanderthal extinction in the period between 30 to 25 thousand years BP. This paper provides an overview of the research directions related to Neanderthals in the context of new discoveries of skeletal remains and the development of new methods of study. The authors use the specific research conducted on the Lapa do Picareiro site in Portugal as an example of a research aimed at the reconstruction of Neanderthal environment and Neanderthal behavior.

Keywords—Neanderthals, paleogenetics, diet, paleopathology, paleoecology, paleobiology, adaptation, Lapa do Picareiro

ÚVOD¹

KOSTERNÍ pozůstatky neandertálců jsou prvními objevenými a nejdéle studovanými

doklady existence vyhynulých předků moderního člověka. Neandertálci patří také k prvním stálým obyvatelům Evropy – jejich rozšíření zahrnovalo většinu pevninské Evropy a západní Asie, a časově sahá zhruba od 250 tis. let až do období příchodu anatomicky moderního člověka kolem 30 tisíc let BP (Stringer a Gamble, 1993).

První kosterní pozůstatky připisované neandertálskému člověku byly nalezeny ve vápencové jeskyni Feldhof v Neandrově údolí roku 1856. Do roku 1900 pak byly ohlášeny další nálezy neandertálců z řady jeskynních lokalit v západní a jižní Evropě – v roce 1886 jeskyně Spy v Belgii, v roce 1899 jeskyně Krapina v Chorvatsku. Stejně tak byly zpětně popsány nálezy neandertálců předcházející nálezům z Feldhoferu – Engis v Belgii z roku 1830 a Forbe's Quarry z Gibraltarů z roku 1848. Tyto nálezy byly dříve popisovány jako patologičtí jedinci trpící rozsáhlými deformacemi (Stringer a Gamble, 1993).

Jakmile byl Feldhofer 1 uznán jako typový jedinec vyhynulého druhu člověka (definován na základě specifické kombinace morfologických znaků lebky a zubů (Hublin, 2006)), vyvstala otázka přesného vztahu neandertálců k člověku a jejich místa v evoluci. V současné době existují dva základní pohledy na jejich evoluční

Grantovými agenturami Západočeské univerzity (grantové číslo: SGS-2012-018) a National Geographic (grantové číslo: 9108-12). Publikace článku byla podpořena grantem AntropoWebzin 2011–2012 přiděleným v rámci Studentské grantové soutěže ZČU pod číslem SGS-2011-031 a grantem Studentské vědecké konference ZČU pod číslem SVK2-2012-001.

1 Výzkum jeskyně Lapa do Picareiro byl podpořen

vztah. První pohled vycházející z modelu multi-regionální evoluce člověka (Frayer et al., 1994; Wolpoff et al., 2000) předpokládá kontinuální evoluci člověka na území Evropy z lokální varianty druhu *Homo erectus* v období od 700 tisíc let BP. Neandertálci by v tomto případě byli poddruhem či sub-populací – *Homo sapiens neanderthalensis*, která významně přispěla k evoluci prvních obyvatel Evropy (Harvati et al., 2004). Druhý model předpokládá, že starší regionální populace člověka byly nahrazeny anatomicky moderním člověkem, který se vyvinul a migroval z afrického kontinentu (out of Africa); (Stringer a Andrews, 1988). Pokud by platila tato hypotéza, neandertálci by byli oním regionálním druhem *Homo neanderthalensis*, který byl nahrazen anatomicky moderním *Homo sapiens*.

Protože samotná otázka druhového zařazení zůstává prozatím nerozhodnuta a není hlavním tématem příspěvku, používáme v textu neformální označení „neandertálci“, tak jak bylo definováno Tattersallem a Schwarzem (1999): morfologicky odlišitelná skupina homininů s velkým mozkem, kteří obývali Evropu a západ Asie v období 200 až 30 tisíc let BP. Jejich morfologie je kombinací unikátních kraniálních a postkraniálních znaků, ale také sdílí celou řadu odvozených kosterních znaků společných pro ostatní homininy euroasijské větve, která se diverzifikovala od afrických homininů v období kolem 500 tisíc let BP.

Postupem času se tak otázka přesného druhového zařazení neandertálců stala jen jedním z dílčích směrů bádání, místo toho se badatelé s rostoucím počtem nálezů zaměřili i na další jejich aspekty života. Předmětem zájmu různých badatelů se stala otázka biologické a kulturní adaptace neandertálců na prostředí poslední doby ledové (např. Hublin, 2006; Churchill, 2006b; Tzedakis et al., 2007) a s tím spojená otázka materiální kultury, používání nástrojů či umění (např. Foley a Lahr, 2003; Hublin et al., 1996; Zilhão, 2006).

K dalším směrům patří otázky týkající se stravy neandertálců (např. Bocherens et al., 2005; Richards et al., 2000), způsobu života nebo zdravotního stavu (např. Defleur et al., 1999; Trinkaus, 1978, 1985b; Trinkaus a Zimmerman, 1982).

S nálezy nedospělých jedinců se pak pojí otázky paleobiologie neandertálců, encefali-

zace, reprodukce a vývoje (např. Bruner et al., 2003; Ponce de León et al., 2008; Tůma, 2012; Weaver a Hublin, 2009; Zollikofer a Ponce de León, 2010). S tím souvisejí i otázky pohlavního dimorfismu (Brůžek, 1996, 2002; Coqueugniot et al., 2000) a věku fosilních pozůstatků (Corsini et al., 2005) důležitých pro další paleobiologické studie a dále otázky o úmrtnosti neandertálců a v obecné rovině jejich demografické parametry (např. Pettitt, 2002; Trinkaus, 2011b).

V centru zájmu badatelů je pak samozřejmě i vyhnutí neandertálců a jeho možné příčiny, ať jako výsledek klimatických změn (např. d'Errico a Sánchez Goñi, 2003), či jako výsledek kompetice s anatomicky moderním člověkem (např. Banks et al., 2008).

Cílem tohoto příspěvku je poskytnout přehled hlavních otázek bádání spojených s neandertálci a zachytit proměny přístupů a výzkumných otázek v kontextu nových objevů kosterních pozůstatků a s rozvojem nových metod studia. Otázka změny přístupu k jejich studiu pak bude diskutována na příkladě výzkumu probíhajícího v lokalitě Lapa do Picareiro v Portugalsku (Bicho et al., 2006; Bicho et al., 2003).

Následující sekce textu představují hlavní směry výzkumu neandertálců tak, jak se dílí směry rozvíjely, a přehled dosavadních poznatků a recentních výzkumů v dané oblasti. Samotné sekce jsou pak také řazeny chronologicky, jak se studium neandertálců rozšiřovalo a specializovalo.

HLAVNÍ SMĚRY A OTÁZKY BÁDÁNÍ

Způsob života neandertálců

Širší skupinou otázek týkajících se neandertálců jsou otázky spojené se způsobem jejich života – především jsou to otázky ohledně způsobu opatření a zpracování stravy; dále o životních podmínkách v prostředí glaciální Evropy a Blízkého východu a s tím také spojený zájem o výskyt zranění plynoucí z výskytu v daném prostředí.

Rekonstrukce stravy a způsobu jejího získávání je postavena na několika možných přístupech. Jednak lze stravu rekonstruovat přímo z nalezených kosterních pozůstatků neandertálců nebo z archeologických nálezů s nimi asociovaných, případně prostřednictvím tafonomické a taxonomické analýzy kosterních pozůstatků

zvířat. Přímou z kosterních pozůstatků lze získat organický materiál (nejčastěji kolagen) a provést analýzu stabilních izotopů uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) a dusíku ($\delta^{15}\text{N}$). Tímto způsobem je možné rekonstruovat původ bílkovin z rostlinných či zvířecích zdrojů, přičemž provedené studie naznačují, že neandertálci získávali většinu proteinů z masa ulovených zvířat (Bocherens et al., 2005; Richards et al., 2000). Dalším přímým způsobem získání informace o subsistenci neandertálců je prostřednictvím mikroskopické analýzy opotřebované zubní skloviny, která skrze podobnosti se současnými populacemi využívajícími primárně lov zvěře (např. Inuité); (Lalueza et al., 1996) taktéž naznačuje významný podíl masité stravy u neandertálců ve srovnání s moderním člověkem (Fiorenza et al., 2011). K nepřímým způsobům rekonstrukce stravy neandertálců pak patří mikroskopické analýzy opotřebované jejich nástrojů ukazující používání nástrojů jak na zpracování masité, tak i rostlinné stravy (Hardy, 2004). A dále je důležitým zdrojem informací analýza kosterních pozůstatků zvěře z neandertálských lokalit. Nalézány jsou především pozůstatky střední a velké fauny, nejčastěji bovidů (předků dnešních turů, rod *Bos*) a equidů (předků dnešních koní, rod *Equus*); (Berger a Trinkaus, 1995; Bocherens et al., 2005; Daujeard a Moncel, 2010), ale také pozůstatky malé fauny – malých savců, ptáků a ryb (Hardy a Moncel, 2011). K poslednímu okruhu otázek spojených se subsistencí neandertálců patří otázky týkající se lokální variability stravy, např. v přímořských oblastech využívání i mořských zdrojů potravy (Haws et al., 2011; Hockett a Haws, 2003; Stringer et al., 2008) nebo otázky celkové efektivity lovecko-sběračské subsistence neandertálců (Sorensen a Leonard, 2001), možnosti studia mobility neandertálců (Hora a Sládek, 2011) a obecně srovnání mobility u lovecko-sběračských a usedlých populací minulosti (Ruff et al., 2006; Sládek et al., 2006).

S lovecko-sběračským způsobem života pak souvisí i způsob života a zdravotní stav neandertálců, přičemž obojí bylo zásadně ovlivněno prostředím glaciální Evropy. Byli neandertálci aktivními lovci, či mrchožrouty? Analýzy kosterních kumulací v neandertálských sídlištích ukazují, že neandertálci svou kořist opravdu lovili, včetně tehdejší velké fauny (Bocherens et al., 2005). Tento závěr je podporován také poznatky získanými z jejich kosterních pozůstat-

ků, které jsou charakteristické vysokou mírou výskytu zranění hlavy a trupu, které odpovídají zraněním popsaným u jezdců rodea (Berger a Trinkaus, 1995).

Z analýzy stop zranění a nemocí pak vychází další řada otázek, které jsou recentně studovány. Jedná se především o doklady výskytu péče a zájmu neandertálců o ostatní členy skupiny a naopak o doklady výskytu interpersonálního násilí. S tím také souvisejí neuzavřené debaty o výskytu kanibalismu mezi neandertálci (Defleur et al., 1999; Trinkaus, 1985a; White a Toth, 1991). Celkově pak takové otázky odkazují na širší debaty o charakteru sociální struktury neandertálců.

Základním dokladem péče popsaným na kosterních pozůstatcích jsou taková zranění a patologické změny, které by byly pro jedince bez zásahu ostatních fatální, anebo by znemožňovali jedinci efektivně získávat potravu, a byl by tak odkázán na pomoc ostatních členů skupiny (Lebel et al., 2001). Příkladem může být nález Shanidar 1, který trpěl celou řadou zhojených zranění postkraniálního skeletu (včetně vážného zranění paže a výraznou atrofií), lebky a nesl známky osteomyelitidy (Trinkaus a Zimmerman, 1982), nebo La Chapelle-aux-Saints 1, jedinec, který ztratil velkou část dentice a nemohl pravděpodobně přijímat pevnou stravu (DeGusta, 2002; Trinkaus, 1985b). K podobným závěrům pak docházejí badatelé v případě nálezu Aubersier 11 (středně pleistocenní nález, který však pravděpodobně lze zařadit do evoluční linie vedoucí k neandertálcům), který nese známky rozsáhlé resorpce alveolární oblasti dolní čelisti v důsledku zánětu, a je možné, že se jedná o jeden z nejstarších dokladů péče u homininů (Lebel et al., 2001).

Nepřímým dokladem o možnostech péče u neandertálců je i hypoteticky komplikovaný porodní mechanismus (Franciscus, 2009; Rosenberg a Trevathan, 2002). Zvětšení velikosti mozku v důsledku encefalizace a změna morfologie pánve, jako odpovědi na požadavek efektivní lokomoce vedla k určitým změnám porodního mechanismu u anatomicky moderního člověka a pravděpodobně i u neandertálců. Kontrola průchodu plodu porodními cestami, kdy dochází k rotaci hlavičky plodu je z hlediska matky komplikované (může to platit i pro následnou poporodní péči jako například zabezpečit dýchání); (Franciscus, 2009). Na základě

toho badatelé předpokládají, že u neandertálců už byla přítomna instituce asistovaného porodu, kdy matce pomáhali další členové skupiny (pravděpodobně starší ženy) (Franciscus, 2009; Rosenberg a Trevathan, 2002; Weaver a Hublin, 2009).

V několika případech byly identifikovány kosterní léze, jejichž umístění a charakter vzniku mohou nasvědčovat možnosti násilného vzniku zranění. Dva nejznámější a nejvýraznější nálezy neandertálců se stopami násilí na kosterních pozůstatcích jsou Shanidar 3, jehož žebra nesou známky zranění, které mohlo být způsobeno šípem či vrhacím oštěpem a mohlo být příčinou smrti jedince (Churchill et al., 2009), a dále nález jedince ze St. Cézaire se zraněním, které bylo způsobeno ostrým rovným předmětem čepelovitého tvaru. Zranění nebylo fatální, ale umístění a charakter zranění odpovídají násilnému původu (Zollikofer et al., 2002).

S výskytem interpersonálního násilí je pak i spojená otázka kanibalismu. Na základě analýzy zářezů na kosterních pozůstatcích v místech svalových úponů pak uvažují někteří badatelé o častějším výskytu kanibalismu (Defleur et al., 1999). Například nález neandertálské lebky Circeo 1 z jeskyně Guattari v Itálii byl interpretován jako možný doklad rituálního kanibalismu či získávání trofejí (White a Toth, 1991).

Paleoekologie a adaptace neandertálců

Životní prostředí v období paleolitu, jeho proměny a také způsoby přizpůsobení neandertálců na toto prostředí a jeho případné změny jsou oblastí, v níž je recentní badatelský posun velmi výrazný, neboť ekologické a klimatické změny mohou být jednou z příčin vyhynutí neandertálců v období kolem 30 tisíc let BP (Golovanova et al., 2010; Tzedakis et al., 2007).

Pro tyto otázky je důležitá rekonstrukce životního prostředí a klimatu v poslední glaciální fázi. Klimatické změny mohou badatelé rekonstruovat prostřednictvím poměru izotopů kyslíku ($\delta 16O$) z oceánských sedimentů a ledovců, kde se poměr izotopů mění v závislosti na teplotě atmosféry (Conroy, 1997; Sánchez Goñi et al., 2002), nebo prostřednictvím analýzy izotopu uhlíku ($\delta 14C$), v jehož produkci docházelo v globálním měřítku ke změnám v důsledku glaciace, kdy se měnilo zastoupení izotopů uhlíku v důsledku dlouhodobého kolísání teploty (Hughen et al., 2004; Hughen et al., 2006).

Dalším způsobem jak rekonstruovat životní prostředí je prostřednictvím analýzy zbytků tehdejší flory a fauny, které také referují o charakteru a změnách životního prostředí. Fluoru je možné studovat prostřednictvím palynologické analýzy (Sánchez Goñi et al., 1999) a studium kosterních pozůstatků pak může přinést informace o druhové skladbě a rozšíření ekologických nik jednotlivých druhů (Kovarovic et al., 2002). Analýza kosterních pozůstatků pravěké fauny pak také může pomoci s interpretacemi adaptací předků člověka na chladné či teplé prostředí (Stewart, 2005), díky působení geograficko-ekologických pravidel (Bergmanovo a Allenovo pravidlo); (Katzmarzyk a Leonard, 1998).

Samotné adaptace neandertálců na chladné prostředí glaciální Evropy jsou pak dalšími zkoumanými otázkami. Z kosterních pozůstatků jsou analyzovány biologické adaptace na chladné klima, prostřednictvím srovnání tělesných proporcí (relativní délka končetin) neandertálců a anatomicky moderních lidí z populací různých klimatických pásem (Holliday, 1997), srovnáváním velikosti těla (BMI, povrch těla, pánevní šířka); (Katzmarzyk a Leonard, 1998; Ruff, 2002) či z hlediska termoregulace a využívání tělesné energie (Sørensen, 2009). Dále je pak například diskutována morfologie obličeje, respektive nasální oblasti neandertálců z hlediska adaptace na chladný vzduch a zachování tělesného tepla (Franciscus, 2003; Holton a Franciscus, 2008). Biologická adaptace neandertálců na chladné prostředí je některými autory označována jako ekvifinální výsledek dílčích adaptací dlouhého časového úseku konce pleistocénu (Hublin, 2006; Churchill, 2006a; Churchill, 2006b).

Kromě biologických adaptací jsou u neandertálců zkoumány i kulturní adaptace, jako jsou lovecko-sběračský způsob subsistence nebo používaná materiální kultura. O přizpůsobení se chladnému prostředí prostřednictvím kulturních praktik svědčí např. způsob získávání potravy, tj. sběr a lov velké zvěře, která poskytovala dostatečný příjem proteinů v potravě (Sørensen a Leonard, 2001), a dále rozvoj loveckých technik, které umožnily i lov velké fauny, například sezonní lov migrující zvěře nebo využívání dočasných loveckých základů mimo permanentní osídlení, systematické zpracovávání ulovené zvěře a tepelná úprava (Daujeard a Moncel, 2010; Rendu, 2010) nebo využívání mořských

zdrojů z pobřežních lokalit a jejich transport do vnitrozemí (Bicho a Haws, 2008; Haws et al., 2010; Stringer et al., 2008). S otázkou kulturní adaptace na chladné prostředí je spojená i debata o schopnosti neandertálců využívat a rozvíjet technologie, které by usnadnily život v tak nehostinných podmínkách, například vyrábění složitějšího oblečení či obuvi (Gilligan, 2007; Trinkaus, 2005).

Paleobiologie a paleodemografie neandertálců

Otázky spojené s paleobiologií neandertálců, jsou dalším velkým směrem v současném paleoantropologickém výzkumu. Jsou to především otázky ohledně morfologické evoluce neandertálců, dále otázka velikosti mozku a encefalizace u neandertálců a také otázky spojené s reprodukcí neandertálců a jejich demografického vývoje. V kontextu posledních objevů kosterních pozůstatků (např. Golovanova et al., 1999) a rozvoje metod geometrické morfometrie (Gunz et al., 2009) pak ve studiu neandertálců dostávají prostor i nálezy nedospělých jedinců, jejichž některé aspekty byly doposud podbádané s ohledem na nedostatečný počet jedinců a chybějící adekvátní technologický a metodický aparát (Zollikofer a Ponce de León, 2010). Nyní je tak studována i ontogeneze neandertálců a anatomicky moderních lidí v evoluční perspektivě.

Morfologie už tak není studována jen pro taxonomické účely, ale také pro pochopení evoluční historie a podmínek, které se na jejím utváření podílely. V případě neandertálců byl tak vytvořen akreční model vývoje morfologie ve středním a pozdním pleistocénu (780 – 11 tisíc let BP), kdy docházelo postupně k zvyšování frekvence jednotlivých odvozených morfologických znaků u pre-neandertálských populací Evropy (Hublin, 2006; Stringer a Hublin, 1999). Zároveň jsou zkoumány biologické (ontogenetické) mechanismy – jakým způsobem takové znaky vznikají na kostře. Zde se diskutuje hlavně vliv endokrinního systému podporujícího rychlejší růst tkání (Churchill, 2006b; Smith, 1991).

Podobně je tomu i ve studiu encefalizace a vývoje mozku. Kromě odhadu velikosti mozku neandertálců z nalezených kosterních pozůstatků nebo fosilních odlitků mozkovny (Holloway et al., 2004) jsou zkoumány i neurologické a funkční aspekty vývoje jejich mozku (Blažek et

al., 2011; Bruner, 2008; Bruner a Manzi, 2008; Rosas et al., 2008) a dále také otázka evoluce kognitivních schopností (Neubauer a Hublin, in press) a rozvoje sociálního chování (Aiello a Dunbar, 1993; Dunbar, 1998).

S nálezy nedospělých jedinců jsou pak nyní spojeny aktuální otázky o ontogenezi neandertálců a vývoji jejich specifické morfologie postkraniálního skeletu, lebky a faciální oblasti (Bastir et al., 2007; Gunz et al., 2011) nebo dentice (Smith et al., 2007), vývoji mozku a také rozvoji samotných metod jeho studia, ať už prostřednictvím virtuálních metod a geometrické morfometrie (Gunz et al., 2009; Ponce de León et al., 2008), či odhadem velikosti mozku nedospělých jedinců na základě velikosti mozku dospělých jedinců (Tůma, 2012).

Další velkou oblastí studia je otázka reprodukce a křížení neandertálců – jednak je to možnost křížení neandertálců s anatomicky moderními lidmi, jak naznačují výsledky genetických analýz (Green et al., 2010) nebo nalezené kosterní pozůstatky z Lagar Velho (hypotetický kříženec neandertálce a anatomicky moderního člověka); (Duarte et al., 1999), a dále je to otázka samotného porodního mechanismu neandertálců, o jehož podobě a komplikovanosti se vede debata, založená na rekonstrukcích neandertálské pánve (Tabun C1) a rekonstrukcích novorozenců (Mezmaiskaya, Le Moustier 2); (Franciscus, 2009; Ponce de León et al., 2008; Weaver a Hublin, 2009).

S reprodukcí pak souvisejí i debaty o populační dynamice a demografickém vývoji neandertálců (Trinkaus, 2011a, b), kdy se předpokládá, že neandertálci byli vystaveni dlouhodobému demografickému stresu v důsledku požadavku neustálé mobility a vysoké míře zranění při přesunu či lovu (Pettitt, 2002; Trinkaus, 1995).

Paleogenetika neandertálců a studium DNA

Studium staré DNA z kosterních a fosilních pozůstatků člověka zůstávalo dlouho dobu mimo hlavní pozornost badatelů kvůli limitovaným možnostem extrakce DNA z nálezů, špatné zachovalosti DNA a kvůli technickým omezením samotných genetických metod. Až v 80. letech 20. století se podařilo úspěšně odebrat analyzovatelné vzorky DNA a mitochondriální DNA z pozůstatků pravěkého druhu zebry quagga (*Equus quagga*); (Higuchi et al., 1984) a ná-

sledně i z pozůstatků 2400 let staré egyptské mumie (Pääbo, 1985; Pääbo, 1986), a tím se otevřela i možnost genetického studia minulosti člověka a jeho předků. V případě studia neandertálců pak byl výzkum DNA limitován především zachovalostí úseků DNA a možnostmi jejich úspěšného replikování a sekvenování, proto se nejdříve podařilo získat z fosilních pozůstatků mtDNA, která je jednodušší a v živé buňce se jí vyskytuje větší množství než DNA jaderné (O'Rourke et al., 2000). Hlavní otázkou studia neandertálské DNA a mtDNA bylo podpoření či zamítnutí hypotéz o možném podílu neandertálské DNA v DNA anatomicky moderního člověka, a zodpovězení tak otázek o možném genovém toku a křížení mezi oběma populacemi (Ingman et al., 2000; Krings et al., 1997; Ovchinnikov et al., 2000). Z analýzy srovnání mtDNA neandertálců a moderních lidí se badatelé domnívali, že ke genovému toku mezi oběma populacemi v Evropě nedocházelo (Currat a Excoffier, 2004; Krings et al., 1997). Podle analýzy mtDNA došlo k divergenci obou linií směřujících k neandertálcům a anatomicky modernímu člověku v období mezi 750 a 300 tisíci lety BP (Krings et al., 1997).

S rozvojem metod extrakce DNA a odebírání vzorků z nových nálezů kosterních pozůstatků se postupem času podařilo sestavit i podstatnou část sekvence jaderné DNA neandertálců, která změnila pohled na podíl neandertálců na evoluci moderních lidí (Green et al., 2010; Green et al., 2006). Z analýzy jaderného genomu neandertálců a moderních lidí vyplývá, že eurasijské populace moderního člověka sdílí s neandertálci více genetických variant úseků genomu než s populacemi v subsaharské Africe, což by naznačovalo možný genový tok od neandertálců k modernímu člověku (Green et al., 2010). Takto se výzkum neandertálské DNA přesunul k otázkám, do jaké míry a jakým způsobem se neandertálci podíleli na evoluci moderního člověka v Evropě a na Blízkém východě. Specificky kdy a kde mohlo docházet ke křížení neandertálců a anatomicky moderních lidí a následně nahrazení neandertálců moderními lidmi (Wang et al., 2012). Podle posledních provedených analýz by k poslednímu genovému toku mezi neandertálci a moderními lidmi mohlo docházet v období 65 až 47 tisíc let BP (Sankararaman et al., 2012).

Další směr otázek spojených s výzkumem DNA a neandertálců se týká genetického pozadí

evoluce mozku a encefalizace (např. Evans et al., 2006; Horrobin, 1999; Zhang, 2003) nebo otáček spojených s pozadím vývoje řeči skrze gen FOXP2 (např. Enard et al., 2002) a jeho přítomnost či nepřítomnost v neandertálském genomu (např. Coop et al., 2008; Noonan, 2010).

Teorie vyhynutí neandertálců

Posledním významným teoretickým problémem, kterým se badatelé zabývají, je samotný osud neandertálců a příčiny jejich vyhynutí v období kolem 30–25 tisíc let BP. Teorii existuje celá řada, od hypotéz založených na klimatických faktorech přes působení patogenů až po vliv kompetice s anatomicky moderním člověkem.

Teorie založené na změně klimatických podmínek předpokládají, že se neandertálci, ať už biologicky, nebo kulturně, nedokázali vyrovnat s touto změnou, a to vedlo nakonec k jejich vymizení (d'Errico a Sánchez Goñi, 2003). Názory na to, co bylo onou změnou klimatu, se také různí, někteří badatelé naznačují vliv doby ledové a změnu potravního složení (Jiménez-Espejo et al., 2007), extrémní chlad a neschopnost neandertálců přizpůsobit se jako anatomicky moderní člověk lepším odíváním (Gilligan, 2007) nebo jejich vyhynutí zapříčiněné „vulkanickou zimou“ na severní polokouli v důsledku masivní sopečné erupce (Golovanova et al., 2010; Tzedakis et al., 2007).

Další názory na vyhynutí neandertálců jsou založeny na možnosti působení patogenů v neandertálské populaci. Jedna z teorií předpokládá dlouhodobé vystavení populace Creutzfeldt-Jakobově nemoci v důsledku požívání nervové tkáně divoké zvěře (či kanibalismu); (Chiarelli, 2004) nebo v důsledku virové epidemie způsobené kmeny, na které nebyl imunitní systém neandertálců adaptován a které byly do Evropy zavlečeny anatomicky moderními lidmi z Afriky (Wolff a Greenwood, 2010).

Poslední velkou skupinou hypotéz o příčinách vyhynutí neandertálců jsou hypotézy založené na vlivu anatomicky moderního člověka. Některé teorie předpokládají dlouhodobou vzájemnou koexistenci, či dokonce možné křížení moderních lidí a neandertálců (Duarte et al., 1999) s jejich postupným vytlačením, případně dlouhodobou kompeticí o zdroje, ve které nemohli neandertálci konkurovat technicky vyspělejšímu anatomicky modernímu člověku (Banks et al., 2008). Extrémnější teorie pak do-

konce naznačují možnost záměrné genocidy neandertálců moderními lidmi (Diamond, 2000).

DISKUZE – VÝZKUMY V PORTUGALSKU

Výzkum v lokalitě Lapa do Picareiro v Portugalsku je příkladem výzkumu, který se snaží poskytnout materiál pro studium neandertálců a snaží se zasadit neandertálce do širšího paleoenvironmentálního kontextu. Jeskyně Lapa do Picareiro je situována v centrálním Portugalsku v pohoří Serra d' Aire a byla objevena v 50. letech, samotný výzkum pak probíhá od 90. let pod vedením João Zilhão a od roku 2006 přebíral vedení výzkumu Jonathan Haws (Bicho et al., 2009; Bicho a Haws, 2012; Bicho et al., 2003).

Výzkum jeskyně Lapa do Picareiro je součástí série tří interdisciplinárně zkoumaných lokalit: Lapa do Picareiro – Mira Nascente – Praia Rei Cortiço – které dohromady pomáhají tvořit určitý obraz o celkovém prostředí, v němž neandertálci žili na západě Ibérie. Velký díl na tom nesou i dvě zmíněné pobřežní lokality Mira Nascente, ležící na pobřežním útesu přibližně 10 km severně od Nazaré, a Praia Rei Cortiço nacházející se 40 km jižně od Mira Nascente. Nejde pouze o archeologická naleziště s nejlépe datovanou štípanou a retušovanou industrií té doby v Portugalsku (Haws et al., 2010), ale také o jejich jedinečnou zachovalost, neboť většina podobných lokalit se nyní nachází pod mořskou hladinou, tyto dvě lokality byly zachovány díky tektonickému vyzvednutí této části pobřeží nad úroveň rozšiřujícího se oceánu po skončení doby ledové (Benedetti et al., 2009; Haws et al., 2011; Haws et al., 2010).

Výzkumy z portugalského pobřeží ukazují neandertálce v novém světle, neboť přinášejí svědectví o jejich mnohem širší adaptabilitě ve zdrojích potravy, technologiích i ve využívání dostupných zdrojů v krajině. Nálezy štípané industrie z lokálního pazourku a malý výskyt importovaných materiálů naznačují, že obyvatelé pobřeží využívali i místních zdrojů pro vytváření nástrojů, čímž se Mira Nascente a Praia Rei Cortio vymykají obecně převládajícím předpokladům o původu jader pro výrobu štípané industrie (Haws et al., 2010).

Dále výzkumy v oblasti pobřeží Portugalska ukazují, že neandertálci dlouhodobě obývali i oblasti, u kterých se dříve nepředpokládalo dlouhodobé osídlení, přestože se jednalo o ob-

lasti bohaté na faunu i flóru. Oblasti dnešního pobřeží byli v období středního pleistocénu bažinami či sladkovodními mokřady úzce napojenými na pobřežní ekosystém. U neandertálců se dosud předpokládalo dlouhodobé osídlení pouze u vnitrozemských oblastí v okolí řek a využitelných jeskyní, ale nálezy kontinuálního osídlení pobřeží tento pohled mění a ukazují, že neandertálci byli schopni využívat různé strategie využívání krajiny jako adaptace na klimatickou nestabilitu během posledního glaciálního cyklu (Haws et al., 2011; Haws et al., 2010). K dotvoření obrazu využívání pobřežních zdrojů pak patří i nálezy ryb a mušlí ve 40 km vzdálené jeskyně Lapa do Picareiro, které naznačují transport produktů z pobřeží do vnitrozemí a jejich vzájemný kontakt (Haws et al., 2011). Dále nálezy zbytků fauny z Lapa do Picareiro ukazují na specifické a pravidelné krátkodobé využívání lokality jako lovecké zastávky a místa zpracování (porcování, tepelná úprava) úlovků a jejich následný transport do trvalých sídlišť v jiných lokalitách (Bicho et al., 2006). Obývání různých prostředí pak naznačují i širší diverzifikaci zdrojů potravy neandertálců, než se dříve předpokládalo (Hockett a Haws, 2003; Hockett a Haws, 2005).

S transportem od pobřeží pak také souvisí nálezy barevně zdobených či perforovaných mušlí, nalezených ve vnitrozemí, které svědčí o rozvoji symbolického myšlení a „moderního“ chování, podobně jak tomu bylo u anatomicky moderního člověka, jak ukazují nálezy v severní Africe a na Blízkém východu (Vanhaeren et al., 2006; Zilhão et al., 2010).

Výzkum jeskyně Lapa do Picareiro a pobřežních lokalit Mira Nascente a Praia Rei Cortiço se tedy neomezuje jen na hledání kosterních pozůstatků a artefaktů, ale prostřednictvím analýzy fauny a flory či geomorfologie prostředí se snaží zasadit výzkum neandertálců do širšího paleoenvironmentálního a ekologického kontextu a pochopit více o životě neandertálců v širším regionu.

ZÁVĚR

Gerd-Christian Weniger v epilogu sborníku věnovanému 150 letům výzkumu neandertálců poznamenává, že se jejich studium rozdělilo na tři odlišné směry bádání: 1) archeologii a studium paleolitických nalezišť a artefaktů, 2) paleogenetiku a studium neandertálské mtDNA

a DNA a 3) paleoantropologii a studium kosterních pozůstatků a jejich morfologie – přičemž dodává, že žádný z těchto směrů nebyl schopen sám o sobě dosáhnout jednotného obrazu o životě a osudu neandertálců čistě na základě svých vlastních dat. Je proto třeba přejít k holistickému chápání studia neandertálců nejen z pohledu těchto tří směrů, ale i v hledání dalších linií evidence, které by mohly poskytnout ucelenější pohled (Weniger, 2011). Terénní výzkum prováděný v lokalitě Lapa do Picareiro a dalších lokalitách v Portugalsku je příkladem takového komplexního chápání studia neandertálců. Samotný výzkum není zaměřen jen na vyhledávání nových kosterních pozůstatků či artefaktů, ale ve spolupráci s geologií, geofyzikou a dalšími obory se snaží poskytnout ucelenější pohled na životní prostředí v období pozdního paleolitu na Iberském poloostrově, tedy v lokalitách, kde se nacházela poslední refugia neandertálců v Evropě. Takový přístup snad i umožní pochopit více okolností vedoucích k vyhynutí neandertálského člověka.

POUŽITÁ LITERATURA

- AIELLO, L. C. a R. I. M. DUNBAR. 1993. Neocortex Size, Group-Size, and the Evolution of Language. *Current Anthropology*. 34(2): 184–193.
- BANKS, W. E. et al. 2008. Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion. *PLoS ONE*. 3(12): e3972.
- BASTIR, M. et al. 2007. Facial Ontogeny in Neanderthals and Modern Humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274(1614): 1125–1132.
- BENEDETTI, M. M. et al. 2009. Late Pleistocene Raised Beaches of Coastal Estremadura, Central Portugal. *Quaternary Science Reviews*. 28(27–28): 3428–3447.
- BERGER, T. D. a E. TRINKAUS. 1995. Patterns of Trauma among the Neanderthals. *Journal of Archaeological Science*. 22(6): 841–852.
- BICHO, N. et al. 2009. Beyond the Study of Lithic Assemblages : The Case of Picareiro Cave, Portugal. *Human Evolution*. 24(2): 165–173.
- BICHO, N. a J. HAWS. 2008. At the Land's End: Marine Resources and the Importance of Fluctuations in the Coastline in the Prehistoric Hunter–Gatherer Economy of Portugal. *Quaternary Science Reviews*. 27(23–24): 2166–2175.
- BICHO, N. a J. HAWS. 2012. The Magdalenian in Central and Southern Portugal: Human Ecology at the End of the Pleistocene. *Quaternary International*. 272–273(0): 6–16.
- BICHO, N. et al. 2006. Two Sides of the Same Coin—Rocks, Bones and Site Function of Picareiro Cave, Central Portugal. *Journal of Anthropological Archaeology*. 25(4): 485–499.
- BICHO, N. F. et al. 2003. Paleoeccologia E Ocupação Humana Da Lapa Do Picareiro: Resultados Preliminares. *Revista portuguesa de Arqueologia*. 6(2): 49–81.
- BLAŽEK, V. et al. 2011. Plausible Mechanisms for Brain Structural and Size Changes in Human Evolution. *Collegium Antropologicum*. 35(3): 949–955.
- BOCHERENS, H. et al. 2005. Isotopic Evidence for Diet and Subsistence Pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: Review and Use of a Multi-Source Mixing Model. *Journal of Human Evolution*. 49(1): 71–87.
- BRUNER, E. 2008. Comparing Endocranial Form and Shape Differences in Modern Humans and Neanderthals: A Geometric Approach. *PaleoAnthropology*. 2008: 93–106.
- BRUNER, E. a G. MANZI. 2008. Paleoneurology of an “Early” Neanderthal: Endocranial Size, Shape, and Features of Saccopastore 1. *Journal of Human Evolution*. 54(6): 729–742.
- BRUNER, E. et al. 2003. Encephalization and Allometric Trajectories in the Genus Homo: Evidence from the Neanderthal and Modern Lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100(26): 15335–15340.
- BRŮŽEK, J. 1996. Degree of Pelvic Sexual Dimorphism in Human Populations. A Greene T-Test Application. *Human Evolution*. 11(2): 183–189.
- BRŮŽEK, J. 2002. A Method for Visual Determination of Sex, Using the Human Hip Bone. *American Journal of Physical Anthropology*. 117(2): 157–168.
- CONROY, G. C. 1997. *Reconstructing Human Origins: A Modern Synthesis*. New York; London: W. W. Norton & company.
- COOP, G. et al. 2008. The Timing of Selection at the Human Foxp2 Gene. *Molecular Biology and Evolution*. 25(7): 1257–1259.
- COQUEUGNIOT, H. et al. 2000. Mandibular Ramus Posterior Flexure : A Sex Indicator in Homo Sapiens Fossil Hominids ? *International Journal of Osteoarchaeology*. 10(6): 426–431.
- CORSINI, M.-M. et al. 2005. Aging Process Variability on the Human Skeleton: Artificial Network as an Appropriate Tool for Age at Death Assessment. *Forensic Science International*. 148(2–3): 163–167.
- CURRAT, M. a L. EXCOFFIER. 2004. Modern Humans Did Not Admix with Neanderthals During Their Range Expansion into Europe.

PLoS Biol. 2(12): 421.

D'ERRICO, F. a M. A. F. SÁNCHEZ GOÑI. 2003. Neanderthal Extinction and the Millennial Scale Climatic Variability of Ois 3. *Quaternary Science Reviews*. 22(8–9): 769–788.

DAUJEARD, C. a M.-H. MONCEL. 2010. On Neanderthal Subsistence Strategies and Land Use: A Regional Focus on the Rhone Valley Area in Southeastern France. *Journal of Anthropological Archaeology*. 29(3): 368–391.

DEFLEUR, A. et al. 1999. Neanderthal Cannibalism at Moula-Guercy, Ardèche, France. *Science*. 286(5437): 128–131.

DEGUSTA, D. 2002. Comparative Skeletal Pathology and the Case for Conspecific Care in Middle Pleistocene Hominids. *Journal of Archaeological Science*. 29(12): 1435–1438.

DIAMOND, J. M. 2000. “The Great Leap Forward,” in *Technology and Society: A Bridge to the 21st Century*. Ed. L. S. Hjorth, B. A. Eichler, A. S. Khan, a J. A. Morello. Upper Saddle River: Prentice Hall. s. 30–39.

DUARTE, C. et al. 1999. The Early Upper Paleolithic Human Skeleton from the Abrigo Do Lagar Velho (Portugal) and Modern Human Emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(13): 7604–7609.

DUNBAR, R. I. M. 1998. The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*. 6(5): 178–190.

ENARD, W. et al. 2002. Molecular Evolution of Foxp2, a Gene Involved in Speech and Language. *Nature*. 418(6900): 869–872.

EVANS, P. D. et al. 2006. Evidence That the Adaptive Allele of the Brain Size Gene Microcephalin Introgressed into Homo Sapiens from an Archaic Homo Lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103(48): 18178–18183.

FIORENZA, L. et al. 2011. Molar Macrowear Reveals Neanderthal Eco-Geographic Dietary Variation. *PLoS ONE*. 6(3): e14769.

FOLEY, R. a M. M. LAHR. 2003. On Stony Ground: Lithic Technology, Human Evolution, and the Emergence of Culture. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 12(3): 109–122.

FRANCISCUS, R. G. 2003. Internal Nasal Floor Configuration in Homo with Special Reference to the Evolution of Neanderthal Facial Form. *Journal of Human Evolution*. 44(6): 701–729.

FRANCISCUS, R. G. 2009. When Did the Modern Human Pattern of Childbirth Arise? New Insights from an Old Neanderthal Pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106(23): 9125–9126.

FRAYER, D. W. et al. 1994. Getting It Straight.

American Anthropologist. 96(2): 424–438.

GILLIGAN, I. 2007. Neanderthal Extinction and Modern Human Behaviour: The Role of Climate Change and Clothing. *World Archaeology*. 39(4): 499–514.

GOLOVANOVA, L. V. et al. 2010. Significance of Ecological Factors in the Middle to Upper Paleolithic Transition. *Current Anthropology*. 51(5): 655–691.

GOLOVANOVA, L. V. et al. 1999. Mezmaiskaya Cave: A Neanderthal Occupation in the Northern Caucasus. *Current Anthropology*. 40(1): 77–86.

GREEN, R. E. et al. 2010. A Draft Sequence of the Neanderthal Genome. *Science*. 328(5979): 710–722.

GREEN, R. E. et al. 2006. Analysis of One Million Base Pairs of Neanderthal DNA. *Nature*. 444(7117): 330–336.

GUNZ, P. et al. 2009. Principles for the Virtual Reconstruction of Hominin Crania. *Journal of Human Evolution*. 57(1): 48–62.

GUNZ, P. et al. 2011. Virtual Reconstruction of the Le Moustier 2 Newborn Skull - Implication for Neanderthal Ontogeny. *Paléo*. 22: 155–172.

HARDY, B. L. 2004. Neanderthal Behaviour and Stone Tool Function at the Middle Palaeolithic Site of La Quina, France. *Antiquity*. 78(301): 547–565.

HARDY, B. L. a M.-H. MONCEL. 2011. Neanderthal Use of Fish, Mammals, Birds, Starchy Plants and Wood 125–250,000 Years Ago. *PLoS ONE*. 6(8): e23768.

HARVATI, K. et al. 2004. Neanderthal Taxonomy Reconsidered: Implications of 3d Primate Models of Intra- and Interspecific Differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101(5): 1147–1152.

HAWS, J. et al. 2011. “Paleolithic Landscapes and Seascapes of the West Coast of Portugal,” in *Trekking the Shore*. Ed. N. F. Bicho, J. A. Haws, a L. G. Davis. New York: Springer. s. 203–246.

HAWS, J. A. et al. 2010. Coastal Wetlands and the Neanderthal Settlement of Portuguese Estremadura. *Geoarchaeology*. 25(6): 709–744.

HIGUCHI, R. et al. 1984. DNA Sequences from the Quagga, an Extinct Member of the Horse Family. *Nature*. 312(5991): 282–284.

HOCKETT, B. a J. HAWS. 2003. Nutritional Ecology and Diachronic Trends in Paleolithic Diet and Health. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 12(5): 211–216.

HOCKETT, B. a J. A. HAWS. 2005. Nutritional Ecology and the Human Demography of Neanderthal Extinction. *Quaternary International*. 137(1): 21–34.

- HOLLIDAY, T. W. 1997. Postcranial Evidence of Cold Adaptation in European Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology*. 104(2): 245–258.
- HOLLOWAY, R. et al. 2004. *Brain Endocasts - the Paleoneurological Evidence*. New York: John Wiley & Sons Publishers.
- HOLTON, N. E. a R. G. FRANCISCUS. 2008. The Paradox of a Wide Nasal Aperture in Cold-Adapted Neandertals: A Causal Assessment. *Journal of Human Evolution*. 55(6): 942–951.
- HORA, M. a V. SLÁDEK 2011. The Metabolic Cost of Walking in Neandertals and Upper Paleolithic Europeans. *80st annual meeting of the American Association of Physical Anthropologists*. Minneapolis, MN, USA. *American Journal of Physical Anthropology*. 144 (S2): 167–167.
- HORROBIN, D. F. 1999. Lipid Metabolism, Human Evolution and Schizophrenia. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. 60(5–6): 431–437.
- HUBLIN, J.-J. et al. 1996. A Late Neanderthal Associated with Upper Palaeolithic Artefacts. *Nature*. 381(6579): 224–226.
- HUBLIN, J. J. 2006. “Climatic Changes, Paleogeography, and the Evolution of the Neandertals,” in *The Human Evolution Source Book (2nd Edition)*. Ed. R. L. Ciochon, a J. G. Fleagle. Upper Saddle River, NJ: Pearson, Prentice Hall. s. 449–458.
- HUGHEN, K. et al. 2004. 14c Activity and Global Carbon Cycle Changes over the Past 50,000 Years. *Science*. 303(5655): 202–207.
- HUGHEN, K. et al. 2006. Marine-Derived 14c Calibration and Activity Record for the Past 50,000 Years Updated from the Cariaco Basin. *Quaternary Science Reviews*. 25(23–24): 3216–3227.
- CHIARELLI, B. 2004. Spongiform Encephalopathy, Cannibalism and Neanderthals Extinction. *Human Evolution*. 19(2): 81–91.
- CHURCHILL, S. 2006a. “Bioenergetic Perspectives on Neanderthal Thermoregulatory and Activity Budgets,” in *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Ed. J.-J. Hublin, K. Harvati, a T. Harrison. Dordrecht: Springer Netherlands. s. 113–133.
- CHURCHILL, S. E. 2006b. “Cold Adaptation, Heterochrony, and Neanderthals,” in *The Human Evolution Source Book (2nd Edition)*. Ed. R. L. Ciochon, a J. G. Fleagle. Upper Saddle River, NJ: Pearson, Prentice Hall. s. 482–496.
- CHURCHILL, S. E. et al. 2009. Shanidar 3 Neandertal Rib Puncture Wound and Paleolithic Weaponry. *Journal of Human Evolution*. 57(2): 163–178.
- INGMAN, M. et al. 2000. Mitochondrial Genome Variation and the Origin of Modern Humans. *Nature*. 408(6813): 708–713.
- JIMÉNEZ-ESPEJO, F. J. et al. 2007. Climate Forcing and Neanderthal Extinction in Southern Iberia: Insights from a Multiproxy Marine Record. *Quaternary Science Reviews*. 26(7–8): 836–852.
- KATZMARZYK, P. T. a W. R. LEONARD. 1998. Climatic Influences on Human Body Size and Proportions: Ecological Adaptations and Secular Trends. *American Journal of Physical Anthropology*. 106(4): 483–503.
- KOVAROVIC, K. et al. 2002. The Palaeoecology of the Upper Ndolanya Beds at Laetoli, Tanzania. *Journal of Human Evolution*. 43(3): 395–418.
- KRINGS, M. et al. 1997. Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans. *Cell*. 90(1): 19–30.
- LALUEZA, C. et al. 1996. Dietary Inferences through Buccal Microwear Analysis of Middle and Upper Pleistocene Human Fossils. *American Journal of Physical Anthropology*. 100(3): 367–387.
- LEBEL, S. et al. 2001. Comparative Morphology and Paleobiology of Middle Pleistocene Human Remains from the Bau De L’aubesier, Vaucluse, France. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 98(20): 11097–11102.
- NEUBAUER, S. a J.-J. HUBLIN. in press. The Evolution of Human Brain Development. *Evolutionary Biology*: 1–19.
- NOONAN, J. P. 2010. Neanderthal Genomics and the Evolution of Modern Humans. *Genome Research*. 20(5): 547–553.
- O’ROURKE, D. H. et al. 2000. Ancient DNA Studies in Physical Anthropology. *Annual Review of Anthropology*. 29: 217–242.
- OVCHINNIKOV, I. V. et al. 2000. Molecular Analysis of Neanderthal DNA from the Northern Caucasus. *Nature*. 404(6777): 490–493.
- PÄÄBO, S. 1985. Molecular Cloning of Ancient Egyptian Mummy DNA. *Nature*. 314(6012): 644–645.
- PÄÄBO, S. 1986. Molecular Genetic Investigations of Ancient Human Remains. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 51: 441–446.
- PETTITT, P. B. 2002. Neanderthal Dead: Exploring Mortuary Variability in Middle Paleolithic Eurasia. *Before farming*. 1(4).
- PONCEDELEÓN, M. S. et al. 2008. Neanderthal Brain Size at Birth Provides Insights into the Evolution of Human Life History. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(37): 13764–13768.
- RENDU, W. 2010. Hunting Behavior and Neanderthal Adaptability in the Late Pleistocene Site of Pech-De-L’azé I. *Journal of Archaeological*

Science. 37(8): 1798–1810.

RICHARDS, M. P. et al. 2000. Neanderthal Diet at Vindija and Neanderthal Predation: The Evidence from Stable Isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97(13): 7663–7666.

ROSAS, A. et al. 2008. Endocranial Occipito-Temporal Anatomy of Sd-1219 from the Neandertal El Sidrón Site (Asturias, Spain). *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. 291(5): 502–512.

ROSENBERG, K. a W. TREVATHAN. 2002. Birth, Obstetrics and Human Evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics & Gynaecology*. 109(11): 1199–1206.

RUFF, C. B. 2002. Variation in Human Body Size and Shape. *Annual Review of Anthropology*. 31: 211–232.

RUFF, C. B. et al. 2006. Body Size, Body Proportions, and Mobility in the Tyrolean “Iceman”. *Journal of Human Evolution*. 51(1): 91–101.

SÁNCHEZ GOÑI, M. F. et al. 1999. High Resolution Palynological Record Off the Iberian Margin: Direct Land-Sea Correlation for the Last Interglacial Complex. *Earth and Planetary Science Letters*. 171(1): 123–137.

SÁNCHEZ GOÑI, M. S. G. et al. 2002. Synchronicity between Marine and Terrestrial Responses to Millennial Scale Climatic Variability During the Last Glacial Period in the Mediterranean Region. *Climate Dynamics*. 19(1): 95–105.

SANKARARAMAN, S. et al. 2012. The Date of Interbreeding between Neandertals and Modern Humans. *arXiv:12082238 [q-bio.PE]*: 1–55.

SLÁDEK, V. et al. 2006. Mobility in Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: Femoral Cross-Sectional Geometry. *American Journal of Physical Anthropology*. 130(3): 320–332.

SMITH, F. H. 1991. The Neandertals: Evolutionary Dead Ends or Ancestors of Modern People? *Journal of Anthropological Research*. 47(2): 219–238.

SMITH, T. M. et al. 2007. Rapid Dental Development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(51): 20220–20225.

SØRENSEN, B. 2009. Energy Use by Eem Neandertals. *Journal of Archaeological Science*. 36(10): 2201–2205.

SØRENSEN, M. V. a W. R. LEONARD. 2001. Neanderthal Energetics and Foraging Efficiency. *Journal of Human Evolution*. 40(6): 483–495.

STEWART, J. R. 2005. The Ecology and

Adaptation of Neanderthals During the Non-Analogue Environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International*. 137(1): 35–46.

STRINGER, C. a P. ANDREWS. 1988. Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans. *Science*. 239(4845): 1263–1268.

STRINGER, C. a C. GAMBLE. 1993. *In Search of the Neanderthals*. New York: Thames and Hudson.

STRINGER, C. B. et al. 2008. Neanderthal Exploitation of Marine Mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(38): 14319–14324.

STRINGER, C. B. a J. J. HUBLIN. 1999. New Age Estimates for the Swanscombe Hominid, and Their Significance for Human Evolution. *Journal of Human Evolution*. 37(6): 873–877.

TRINKAUS, E. 1978. Hard Times among the Neanderthals. *Natural History*. 87(10): 58–63.

TRINKAUS, E. 1985a. Cannibalism and Burial at Krapina. *Journal of Human Evolution*. 14(2): 203–216.

TRINKAUS, E. 1985b. Pathology and the Posture of the La Chapelle-Aux-Saints Neanderthal. *American Journal of Physical Anthropology*. 67(1): 19–41.

TRINKAUS, E. 1995. Neanderthal Mortality Patterns. *Journal of Archaeological Science*. 22(1): 121–142.

TRINKAUS, E. 2005. Anatomical Evidence for the Antiquity of Human Footwear Use. *Journal of Archaeological Science*. 32(10): 1515–1526.

TRINKAUS, E. 2011a. “Late Neandertals and Early Modern Humans in Europe, Population Dynamics and Paleobiology,” in *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*. Ed. S. Condemi, a G.-C. Weniger. Dordrecht: Springer Netherlands. s. 315–329.

TRINKAUS, E. 2011b. Late Pleistocene Adult Mortality Patterns and Modern Human Establishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108(4): 1267–1271.

TRINKAUS, E. a M. R. ZIMMERMAN. 1982. Trauma among the Shanidar Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology*. 57(1): 61–76.

TŮMA, P. 2012. *Encefalizace a velikost mozku u neandertálců - Odhad variability velikostních rozměrů hlavy novorozence neandertálského člověka metodou Desilva & Lesnik (2008) [Diplomová práce]*. Plzeň: Západočeská univerzita v Plzni.

TZEDAKIS, P. C. et al. 2007. Placing Late Neanderthals in a Climatic Context. *Nature*. 449(7159): 206–208.

VANHAEREN, M. et al. 2006. Middle Paleolithic

Shell Beads in Israel and Algeria. *Science*. 312(5781): 1785–1788.

WANG, C.-C. et al. 2012. Neanderthal DNA and Modern Human Origins. *Quaternary International*.

WEAVER, T. D. a J.-J. HUBLIN. 2009. Neandertal Birth Canal Shape and the Evolution of Human Childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106(20): 8151–8156.

WENIGER, G.-C. 2011. “Epilogue: 150 Years of Neanderthal Research – a Hopeless Situation but Not Serious,” in *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*. Ed. S. Condemi, a G.-C. Weniger. Dordrecht: Springer Netherlands. s. 379–381.

WHITE, T. D. a N. TOTH. 1991. The Question of Ritual Cannibalism at Grotta Guattari. *Current Anthropology*. 32(2): 118–138.

WOLFF, H. a A. D. GREENWOOD. 2010. Did Viral Disease of Humans Wipe out the Neandertals? *Medical Hypotheses*. 75(1): 99–105.

WOLPOFF, M. H. et al. 2000. Multiregional, Not Multiple Origins. *American Journal of Physical Anthropology*. 112(1): 129–136.

ZHANG, J. 2003. Evolution of the Human Aspm Gene, a Major Determinant of Brain Size. *Genetics*. 165(4): 2063–2070.

ZILHÃO, J. 2006. Neandertals and Moderns Mixed, and It Matters. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 15(5): 183–195.

ZILHÃO, J. et al. 2010. Symbolic Use of Marine Shells and Mineral Pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107(3): 1023–1028.

ZOLLIKOFER, C. P. E. a M. S. PONCE DE LEÓN. 2010. The Evolution of Hominin Ontogenies. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 21(4): 441–452.

ZOLLIKOFER, C. P. E. et al. 2002. Evidence for Interpersonal Violence in the St. Césaire Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(9): 6444–6448.